

PALEOFLORA DE LA FORMACIÓN PARANÁ (MIOCENO TARDÍO) → CUENCA CHACO-PARANENSE, ARGENTINA



MARIANA BREA, ALEJANDRO F. ZUCOL y MARÍA JIMENA FRANCO

Laboratorio de Paleobotánica, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción - Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CICYTTP-CONICET), Dr. Materi y España SN, E3105BWA, Diamante, Argentina. cidmbrea@infoaire.com.ar, cidzucol@infoaire.com.ar, jimenafr@gmail.com

Resumen. El registro fósil de fitolitos de palmeras afines a *Trithrinax* Mart. y *Copernicia* Mart. ex Endl., impresiones foliares afines a *Ocotea* Aublet., *Paramyrciaria* Kausel y *Schinus* L. y leños fósiles con afinidad a *Anadenanthera* Speg., *Parapiptadenia* Brenan, *Astronium* Jack. y *Solanum* L. en el Mioceno Tardío de la Formación Paraná, soportan la idea que estos elementos tuvieron un área de distribución mayor en el pasado, y estarían indicando un clima más cálido y húmedo que el actual para esta región. La presencia de *Anadenantheroxylon villaurquisense* Brea, Aceñolaza y Zucol 2001 y *Astroniumxylon portmanni* Brea, Aceñolaza y Zucol 2001, dos leños fósiles afines a *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* (Vell.) Brenan y *Astronium urundeuva* (Fr. Allem.) Engl respectivamente, permiten estimar que la distribución de los Bosques Estacionales Secos Neotropicales fue más amplia y austral durante el Mioceno.

Palabras clave. Mioceno Tardío. Cuenca Chaco-Paranense. Paleoflora. Paleoecología. Paleoclimatología. Paleobiogeografía.

Abstract. PALEOFLORA FROM THE PARANÁ FORMATION (LATE MIOCENE), CHACO-PARANENSE BASIN, ARGENTINA. The fossil record of the palm phytolith affinity with *Trithrinax* Mart. and *Copernicia* Mart. ex Endl., foliar impression affinity with *Ocotea* Aublet., *Paramyrciaria* Kausel and *Schinus* L. and wood fossils with linked to *Anadenanthera* Speg., *Parapiptadenia* Brenan, *Astronium* Jack. and *Solanum* L. in the late Miocene from the Paraná Formation, support the idea that these elements were more widespread in the past and would indicate a warmer and more humid climate than at present in this region. The presence of *Anadenantheroxylon villaurquisense* Brea, Aceñolaza and Zucol, 2001, and *Astroniumxylon portmanni* Brea, Aceñolaza and Zucol, 2001, two wood fossils showing affinity with *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* (Vell.) Brenan and *Astronium urundeuva* (Fr. Allem.) Engl respectively, suggest that Seasonally Dry Tropical Forests covering a wider area further south during the Miocene.

Key words. Late Miocene. Chaco-Paranense Basin. Paleoflora. Paleoecology. Paleoclimatology. Paleobiogeography.

DURANTE el Mioceno, en el continente sudamericano se evidenció una transgresión marina que cubrió una extensa área de Argentina, parte de Uruguay de Brasil, Sur de Bolivia y Paraguay (Fig. 1). Este mar denominado como “mar Entrerriense o Paranense” es reconocido en distintas formaciones. Si bien existen posturas controversiales sobre una posible conexión intracontinental entre el mar Caribe y el Atlántico Sur, Räsänen *et al.* (1995) postularon la existencia de una vía marítima intracontinental por el oeste de Amazonia, uniendo el oeste del mar Caribe con el estuario del Río de la Plata, abarcando el oeste de Amazonia y la cuenca del Paraná, y en forma congruente varios autores apoyaron esta postura (Rebata *et al.*, 2006; Lovejoy *et al.*, 2006; Albert *et al.*, 2006). Por otro lado, sobre la base de distintos estudios otros afirmaron que no existió dicha conexión marítima (Hernández *et al.*, 2005; Cozzuol, 2006; Latrubesse *et al.*, 2007, 2010).

Distintos estudios paleopalínológicos indicaron la existencia de ambientes fluviales con incursiones marinas durante el Mioceno en la cuenca del Amazonas (Ho-

orn, 1993, 1994a, 1996, 2006a). Recientemente, fueron hallados registro de bosques de manglares en el río Apoparis (Colombia) que aportan nuevos datos a esta postura (Hoorn, 2006b).

Los registros fósiles de flora y fauna postularon la existencia de incursiones efímeras del océano en la región de los Andes Centrales bolivianos vinculadas a la conexión norte y a la sur (Hoorn, 2006b; Lovejoy *et al.*, 2006; Hovikoski *et al.*, 2006), esta última relacionada con el mar Entrerriense-Paranense. Mediante el estudio de evidencias isotópicas, paleontológicas e icnológicas, Uba *et al.* (2009) confirmaron la presencia de cuatro incursiones marinas en el Mioceno (c. 7,17 Ma) de los Andes Centrales bolivianos (c. 15°S–21°S). La presencia de estratos alternados de origen marino con trazas fósiles de *Ophiomorpha* Lundgren, 1891 y de origen continental con trazas de la icnofacies *Scoyenia* en la Formación Yecua una prueba significativa de las posibles incursiones marinas. Además, postularon dos posibles escenarios sobre la vía de la incursión marina en los Andes Centrales: (1)

desde el noreste a través de Amazonia según lo propuesto por Hulka *et al.* (2006) y (2) una conexión desde el sur de Bolivia a través del mar Entrerriense-Paranense (Uba *et al.*, 2009).

Por otro lado, el hallazgo de invertebrados por Pérez y Griffin (2010) hace reconsiderar la hipótesis de una ruta marítima intracontinental. Estos autores sugieren que habría existido al menos un paso intermitente que permitió el intercambio de esta fauna durante el Tortoniano (c. 11–7 Ma). Esta conexión marítima ha sido objeto de muchas controversias (ver Hoorn y Vonhof. eds., 2006). Desafortunadamente, el conocimiento del registro paleobotánico focalizado en la región Mesopotámica Argentina (Brea y Zucol, 2011) representa solo un aporte al conocimiento integral de las distribuciones florísticas durante estos eventos geológico y no permiten tomar una posición firme con respecto a la presencia o ausencia de un mar intracontinental.

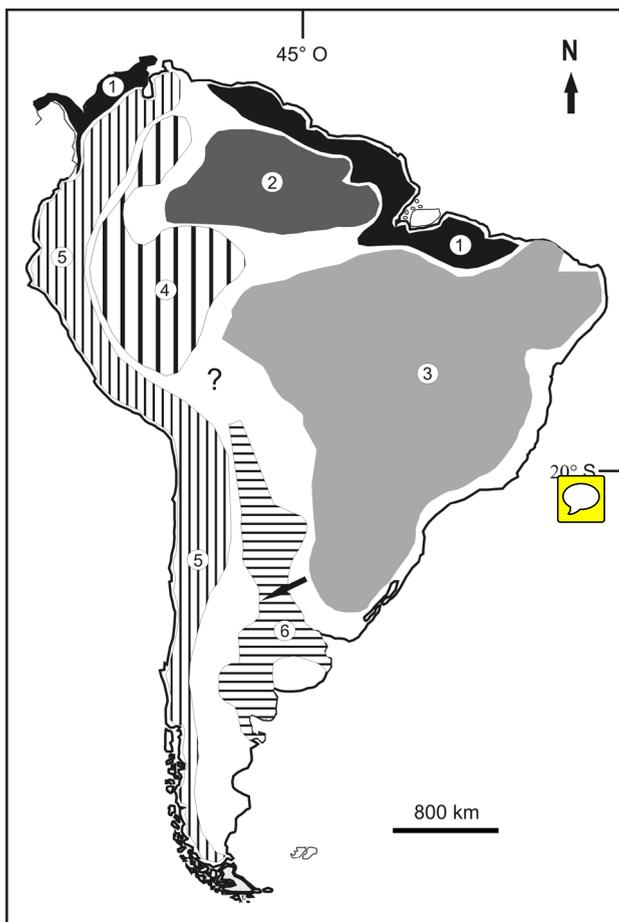


Figura 1. Paleogeografía de América del Sur durante el Mioceno (15–10 Ma) tomado de Hubert y Renno (2006), Cozzuol (2006), Latrubesse *et al.* (2007). 1, Transgresiones marinas marginales; 2, Escudo de Guayana; 3, Escudo de Brasil; 4, Formación Solimões/Pebas; 5, Andes, 6, Formación Paraná (Mar Entrerriense-Paranense). La flecha indica los afloramientos de la Formación Paraná en Entre Ríos. (?) Mar intracontinental.

En la cuenca Chaco-Paranense, en el ámbito mesopotámico como pampásico, los depósitos de la transgresión marina miocénica se conocen con el nombre de Formación Paraná (Bravard, 1858) encontrándose los espesores más potentes en el subsuelo. Espesores que no superan los 200 m de potencia afloran en Patagonia nororiental y en esta región son conocidos con el nombre de Formación Puerto Madryn. En la provincia de Entre Ríos aflora una delgada secuencia de pocos metros del sector cuspidal, en una gran área y en una franja angosta que corre en sentido longitudinal de norte a sur paralelo al río Paraná (ver Brea y Zucol, 2011, p.72, fig. 4.2) y que va desde la margen derecha del río Nogoyá hasta las inmediaciones de la desembocadura del río Feliciano (Frenguelli, 1920; Aceñolaza, 1976, 2000, 2007; Iriondo, 1973; Marengo, 2006).

Los depósitos aflorantes de esta unidad estratigráfica en la provincia de Entre Ríos están compuestos por una secuencia silicoclástica donde predomina la granulometría fina (limos pardos y gris verdoso-oliva), con delgadas intercalaciones de arenas finas blanquecinas-amarillentas. Más detalles acerca de las principales características litológicas, edad y vinculaciones de esta formación son expuestas en Pérez (2013).

La Formación Paraná es portadora de una abundante paleoflora preservada en forma de palinomorfos (Gameiro, 1981; Anzótegui y Garralla, 1982, 1986; Anzótegui, 1990; Garralla, 1989), fitolitos (Zucol y Brea, 2000), impresiones foliares (Aceñolaza y Aceñolaza, 1996; Anzótegui y Aceñolaza, 2008) y leños permineralizados (Lutz, 1981; Brea *et al.*, 2001; Franco y Brea, 2008). Síntesis de estos estudios se brindan en Brea y Zucol (2000, 2011), Zucol *et al.* (2004) y Barreda *et al.* (2007).

La presente contribución tiene como objetivo principal la puesta al día de los conocimientos paleoflorísticos de la Formación Paraná, con miras a discutir los aspectos paleoecológicos, paleoclimatológicos y paleobiogeográficos de la vegetación que se desarrolló durante el Mioceno Tardío en el litoral argentino.

MÉTODOS

Las localidades fosilíferas en la provincia de Entre Ríos con contenido paleoflorístico del Mioceno del noreste argentino tienen una estrecha área de distribución, debido a los pocos afloramientos de la Formación Paraná

a lo largo de las márgenes del río Paraná y sus principales tributarios. En la provincia de Santa Fe los datos provienen de un pozo de perforación de YPF (Fig. 2).

Las características ecológicas y distribución de los parientes actuales más cercanos se utilizaron para realizar inferencias paleogeográficas, paleoclimáticas y paleoecológicas. Por este motivo, sólo se consideraron para este análisis aquellos taxones cuyas afinidades botánicas a nivel de género fueran confiables.

Los leños fósiles de angiospermas pueden ser usados como potenciales archivos paleoecológicos y paleoclimáticos (Carlquist, 1977; Wheeler y Bass, 1991, 1993; Poole y van Bergen, 2006). El Índice de Vulnerabilidad ($V = \text{diámetro promedio de los vasos dividido por la densidad promedio de los vasos}$) y el Índice de Mesomorfía ($M = \text{índice de vulnerabilidad multiplicado por la longitud promedio de los elementos de vaso}$) se calcularon utilizando las ecuaciones de Carlquist (1977).

El V es usado como indicador de la conductividad hídrica. Un valor bajo indica una mayor capacidad para soportar el estrés hídrico o la congelación. Es un indicador de la sensibilidad a los riesgos de embolias, y por lo tanto es usado para indicar el grado de xeromorfismo o mesomorfía. Las maderas con valores bajos de V tienen vasos pequeños y numerosos y alta seguridad en la conducción. Por otro lado, los altos valores de V son típicos de una buena eficiencia en la conducción del agua y están asociados a vasos anchos y poco numerosos (Carlquist, 1977).

El M se utiliza como una medida de la disponibilidad de agua de la especie. Altos valores de M denotan una estructura anatómica adaptada a condiciones mesomórficas (Carlquist, 1977). Las especies con hábitos méxicos se caracterizan por tener una buena y equilibrada disponibilidad hídrica (Baas, 1986).

Además, diversos caracteres anatómicos del xilema secundario que intervienen en la conducción y seguridad en el transporte del agua, fueron utilizados como indicadores paleoecológicos. Estos son: los anillos de crecimiento, la porosidad, el tipo de agrupamiento, el diámetro tangencial de los vasos, el número de vasos por mm^2 , la longitud de los elementos de vasos, el tipo de placas de perforación, el tipo de parénquima axial, la presencia de fibras septadas y la presencia de traqueidas vasculares (Carlquist y Hoekman, 1985; Wheeler y Baas, 1991, 1993; Lindorft, 1994; Woodcock, 1994; Moglia y Giménez, 1998; Poole y van Bergen 2006; Wheeler *et al.*, 2007).

Abreviaturas. CIDPALBO, Colección Paleobotánica, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICYTTP-CONICET); CTES-

PB, Colección Paleobotánica, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes; MRVU, Colección Paleobotánica, Museo Regional de Villa Urquiza, Entre Ríos; CLR, corte longitudinal radial; ~~CLT, corte longitudinal tangencial~~; ~~CT, corte transversal~~; ~~TS, transversal section~~; ~~TLS, tangential longitudinal section~~; ~~TRS, tangential radial section~~; M, Índice de Mesomorfía; V, Índice de Vulnerabilidad; BSEN, Bosques Secos Estacionales Neotropicales; SDTFs, *Seasonally Dry Tropical Forests*; YPF, Yacimientos Petrolíferos Fiscales.



Figura 2. Mapa de localización mostrando las localidades fosilíferas mencionadas en el texto. 1, Pozo Josefina; Afloramientos; 2, Victoria; 3, Puerto Alvear; 4, Toma Vieja; 5, Villa Urquiza.

REGISTRO PALEOFLORÍSTICO

Los estudios paleopalinoológicos fueron realizados por Gamarro (1981), Anzótegui y Garralla (1982, 1986), Garralla (1989) y Anzótegui (1990), sobre muestras de *cutting* desde los -246 m hasta los -135 m de profundidad, y provienen de una perforación de YPF denominada Pozo Josefina en la provincia de Santa Fe (c. 31°S, 62°O) (Fig. 2). Se describieron 96 especies, que comprenden esporas (briófitas y pteridofitas), granos de polen (gimnospermas y angiospermas) y algas con abundancia de dinoflagelados (ver Brea y Zucol, 2011, p. 76–79, tab. 4.1).

Anzótegui (1990) propone dos secuencias claramente diferenciadas: una continental, en la base de la columna, dominada por angiospermas y helechos y otra marina, en el tope, dominada por dinoflagelados. Además, tres tipos principales de paleocomunidades fueron identificadas: (1) los bosques húmedos o ribereños integrados por Polypodiaceae, Cyatheaceae, Aquifoliaceae, Euphorbiaceae (*Sapium* Jack., *Sebastiania* Spreng.), Myrtaceae y Sapindaceae (*Sapindus* L.); (2) los bosques xerófilos constituidos por Anacardiaceae (*Lithraea* Miers, *Schinus* L, *Astronium* Jack.), Mimosaceae (*Acacia* Mill.), Poaceae y Asteraceae; (3) la vegetación hidrófila de agua dulce compuesta por Azollaceae, Halograceae, Poaceae, Asteraceae, Polygonaceae, Onagraceae y Amaranthaceae. La presencia de Araucariaceae (*Araucaria* Juss.) y Podocarpaceae (*Podocarpus* L'Hér. ex Pers.), integrantes de bosques de altura, ocuparían áreas más distantes. La totalidad de los elementos florísticos pertenecientes a diferentes unidades fisionómicas están relacionados a integrantes de los actuales dominios tropical y subtropical.

Las asociaciones fitolíticas (ver Brea y Zucol, 2011, p. 76–79, tab. 4.1) halladas en la localidad de Puerto Alvear (Fig. 2) postulan la existencia de paleocomunidades integradas principalmente por palmeras asociadas con gramíneas de tipo panicoide y ciperáceas, las cuales se habrían desarrollado bajo un clima tropical-subtropical y húmedo. La presencia de Podostemaceae indica la existencia de cursos de agua torrentosos y el bajo porcentaje relativo de ciperáceas y de lóricas de crisostomátaceas, que los cuerpos de agua lénticos eran escasos (Zucol y Brea, 2000). Las estegmatas de las palmeras halladas en esta localidad tienen afinidad con la Tribu Corypheeae, especialmente con las especies *Trithrinax campestris* (Burmeist.) Drude y Griseb. y *Copernicia alba* Morong ex Morong y Britton. La primera, nativa del oeste de Uruguay y centro-norte de Argentina, crece en suelos áridos, pedregosos y secos, en climas templados cálidos, lluviosos, aunque es tolerante a las sequías. *Copernicia alba* está adaptada a períodos de sequías e inundaciones y se distribuye en el Gran Chaco Argentino y en el Chaco Paraguayo (Fig. 3).

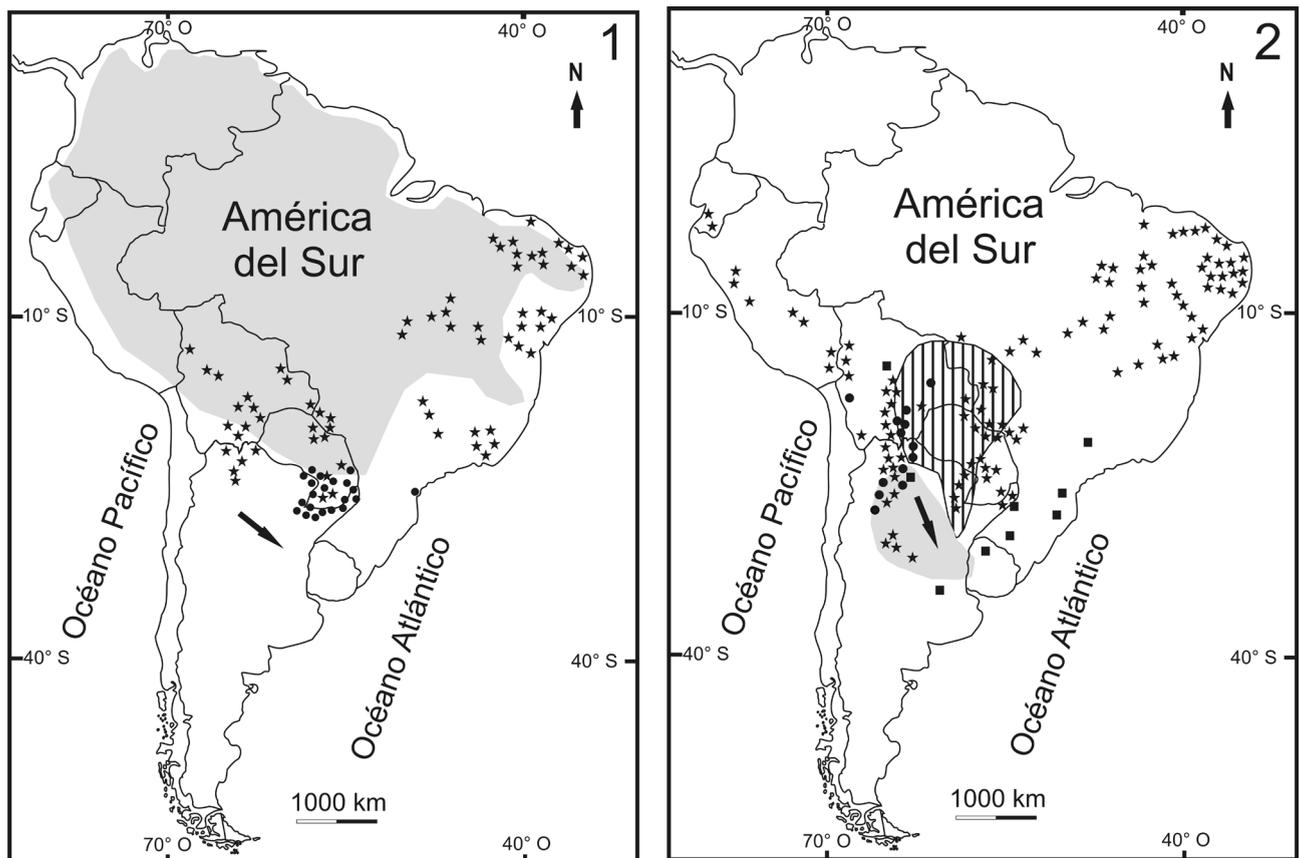


Figura 3. Distribución de los taxa actuales más cercanos. **1,** Sombreado en gris, distribución aproximada de las especies de Detarieae americanas; Circulo negro, Estrella negra, *Astronium urundeuva*; **2,** Sombreado en gris, distribución de *Trithrinax campestris*; Área verticalmente rayada, distribución de *Copernicia alba*; Circulo negro, *Parapiptadenia excelsa*. Estrella negra, *Anadenanthera colubrina*; Cuadrado negro, *Solanum auriculatum*. La flecha indica los afloramientos de la Formación Paraná. Datos tomados de Prado y Gibbs, 1993; Henderson et al., 1995; Tropicos.org. Missouri Botanical Garden.

En los niveles arcillosos de la Formación Paraná en la localidad de Villa Urquiza, a 30 km al norte de la ciudad Paraná (Fig. 2), se hallaron numerosas compresiones foliares de Lauraceae, Myrtaceae, Anacardiaceae, Styracaceae y Fabaceae (Aceñolaza y Aceñolaza, 1996; Anzótegui y Aceñolaza, 2008). La presencia de la mirtácea *Myrciophyllum paranaesianum* Anzótegui y Aceñolaza, 2008, la laurácea *Laurophyllum* sp. y la anacardiácea *Schinus* aff. *terebinthifolium* Raddi indican la existencia de bosques estrechamente relacionados con los actuales Bosques Secos Estacionales Neotropicales -BSEN- (= a SDTFs = *Seasonally Dry Tropical Forests*, sensu Pennington et al., 2004) propuestos por Prado (2000). Las condiciones climáticas en esta área deberían haber sido más cálidas y húmedas que en el presente, y probablemente con una marcada estacionalidad climática, que permitió la presencia de una vegetación adaptada a estas condiciones (Anzótegui y Aceñolaza, 2008).

Los leños fósiles (ver Brea y Zucol, 2011, p. 76–79, tab. 4.1) hallados en las localidades de Victoria, Toma Vieja y Villa Urquiza (Fig. 2), indicaron la presencia de taxones de las familias Fabaceae, Anacardiaceae y Solanaceae (Lutz, 1981; Brea et al., 2001; Franco y Brea, 2008). El primer leño descrito fue *Enterrioxylon victoriensis* Lutz 1981, el cual fue asignado a la subfamilia Faboideae con una estrecha relación con *Cytisus* L. y *Genista* L. dos géneros de la tribu Genisteae. Sin embargo, este material fue revisado recientemente y fue reasignado a la subfamilia Caesalpinoideae y especialmente vinculado a la tribu Detarieae s.l. (Brea et al., *en prensa*), cuya distribución pantropical es muy amplia, ya que las especies se encuentran en América tropical, África y Asia, pero sin géneros actuales en Australia. La combinación de la presencia de canales intercelulares axiales (Fig. 4.1), cristales en radios (Fig. 4.3), radios parcialmente estratificados

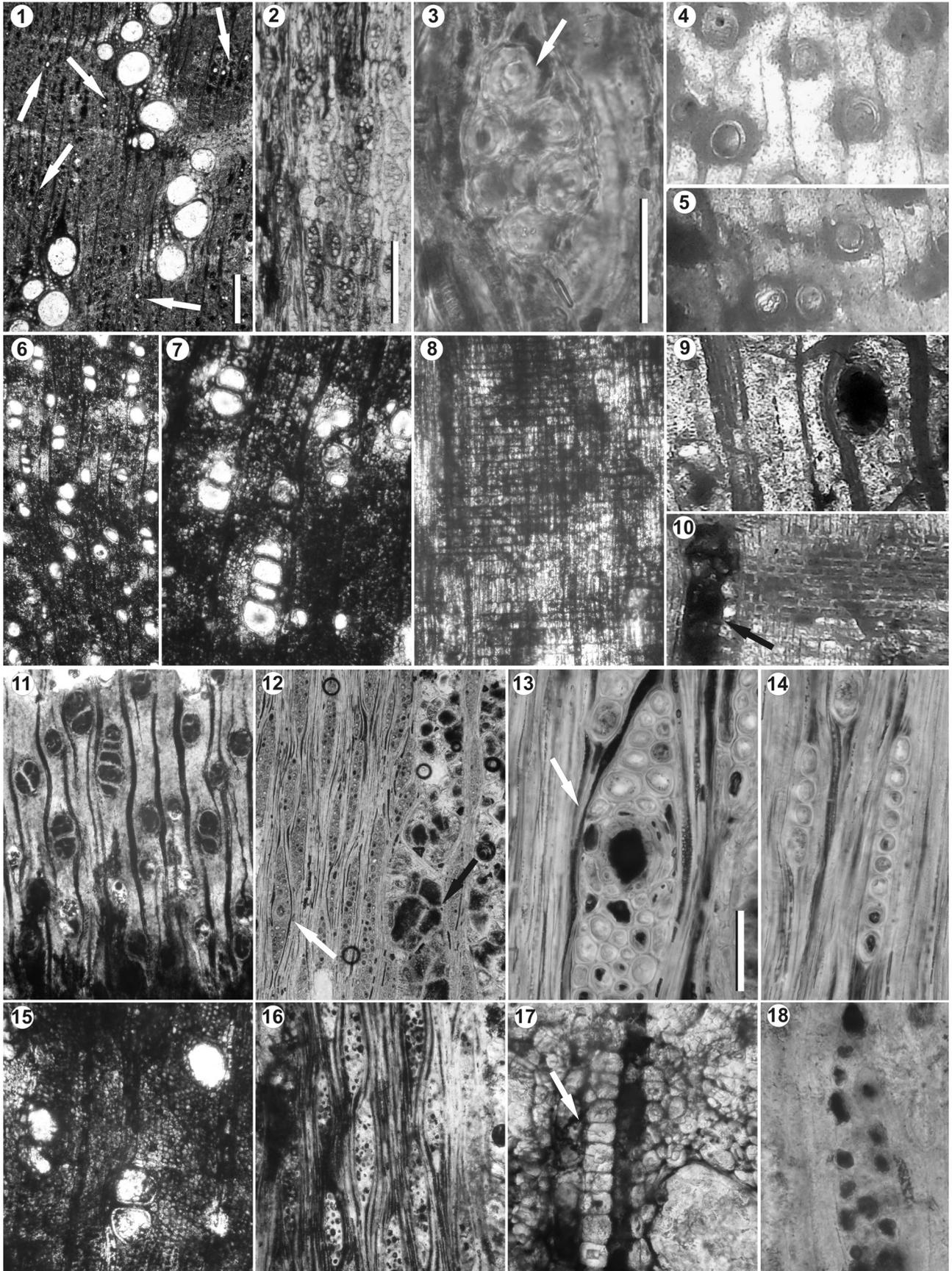
(Fig. 4.2) y espesor de las paredes de las fibras soportan la transferencia a la tribu Detarieae s.l.

La subfamilia Mimosoideae está representada por *Anadenantheroxylon villaurquisense* Brea, Aceñolaza y Zucol 2001 (Fig. 4.4–5) y *Piptadenioxylon paraexcelsa* Franco y Brea 2008 (Fig. 4.6–8). Las especies actuales más afines son *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* (Vell.) Brenan y *Parapiptadenia excelsa* (Griseb.) Burkart respectivamente. La primera se distribuye en tres núcleos claramente definidos: (1) en la Caatinga (noreste de Brasil), (2) a lo largo de los ríos Paraguay y Paraná y (3) sudoeste de Bolivia y noreste de Argentina en Las Yungas (Prado y Gibbs, 1993). La segunda, *P. excelsa*, es un elemento característico de la selva tucumano-boliviana (Fig. 3).

Astroniumxylon portmanii Brea, Aceñolaza y Zucol 2001 (Fig. 4.9–10) y *Astroniumxylon parabalansae* Franco y Brea 2008 (Fig. 4.11–14) son dos elementos integrantes de la familia Anacardiaceae. *Astronium urundeuva* (Fr. Allem.) Engl. y *Astronium balansae* Engl. son, respectivamente, las especies actuales más afines a estos leños fósiles. *Astronium urundeuva* es una especie indicadora de las facies mesotróficas del Cerrado, en el Brasil Central (Prado y Gibbs, 1993) y es característico de los BSEN sensu Prado (2001) y puede habitar en bosques densos húmedos hasta zonas más abiertas y secas (Caetano et al., 2008). *Astronium balansae* es característico del estrato arbóreo más alto de la selva higrófila ribereña del río Paraná (Fig. 3).

Finalmente, la familia Solanaceae está representada por *Solanumxylon paranensis* Franco y Brea 2008 (Fig. 4.15–18). Este taxón presenta afinidad con la especie actual *Solanum auriculatum* Aiton, una especie heliófila, termohigrófila y colonizadora característica de la selva Misionera y del Chaco (Fig. 3).

Figura 4. 1–3, *Enterrioxylon victoriensis* (Lutz 1981) Brea, Ramos y Lutz, *en prensa*, CTES-PB 4859; **1**, CT, vista general mostrando vasos, fibras, parénquima axial y canales axiales normales (flechas blancas); **2**, CLT, vista general mostrando radios parcialmente estratificados; **3**, CLT, detalle de un radio con cristales prismáticos (flecha blanca); **4–5, *Anadenantheroxylon villaurquisense*** Brea, Aceñolaza y Zucol 2001, MRVU 112; **4**, CT, vista general mostrando vasos y parénquima axial vasicéntrico, aliforme y confluyente; **6–8, *Piptadenioxylon paraexcelsa*** Franco y Brea 2008, CIDPALBO 23; **6–7**, CT, mostrando vasos, fibras y parénquima axial; **8**, CLR, detalle de radios homocelulares compuestos exclusivamente por células procumbentes; **9–10, *Astroniumxylon portmanii*** Brea, Aceñolaza y Zucol 2001, MRVU 111; **9**, CT, detalle de vasos, radios y parénquima axial; **10**, CLR, detalle de radios heterocelulares compuestos por células procumbentes, cúbicas y verticales y vasos con tilosis (flecha negra); **11–14, *Astroniumxylon parabalansae*** Franco y Brea 2008, CIDPALBO 22; **11**, CT, vista general mostrando vasos, radios y parénquima axial; **12**, CLT, vista general de radios uni, tri y multiseriados, canales esquizógenos (flecha blanca) y vasos con tilosis (flecha negra); **13**, CLT, detalle de canales esquizógenos en radio multiseriado (flecha blanca); **14**, CLT, detalle de radios uniseriados; **15–18, *Solanumxylon paranensis*** Franco y Brea 2008, CIDPALBO 24; **15**, CT, vista general de vasos y parénquima axial; **16**, CLT, vista general mostrando radios homogéneos; **17**, CT, detalle de fibras septadas y no septadas; **18**, CLT, detalle de un radio triseriado. Escala gráfica en 1 = 300 µm aplicable a 6, 11; 2 = 200 µm aplicable a 4, 5, 7–10, 12, 15, 16; 13 = 50 µm aplicable a 14, 17, 18; 3 = 30 µm.



LA ESTRUCTURA ANATÓMICA DE LA MADERA COMO FUENTE DE INFORMACIÓN PALEOECOLÓGICA Y PALEOCLIMÁTICA

Los anatomistas de madera del siglo pasado fueron los primeros que propusieron la relación entre la anatomía del leño y los factores climáticos (Bailey y Tupper, 1918; Frost 1930a,b, 1931), que más tarde, sería confirmada y ampliada por numerosos autores (Baas, 1986; Wheeler y Baas, 1991; Lindorf, 1994; Baas *et al.*, 2004; Wheeler *et al.*, 2007).

Para el caso de los leños fósiles rescatados de la Formación Paraná puede observarse que entre los caracteres anatómicos poseen anillos de crecimientos indistinguibles o ausentes, porosidad difusa, y con tendencia a la disposición diagonal y/o radial (Tab. 1). La disposición de los vasos en un patrón diagonal y/o radial está relacionada con la seguridad en la conducción del agua. Muchas veces, este carácter está asociado a la presencia de traqueidas vasicéntricas como ocurre en *Entrerrioxylon victoriensis*. Esta particularidad en el vegetal provee una seguridad adicional en el transporte del agua, y es especialmente común en taxones sujetos a climas estacionalmente secos (Wheeler y Baas, 1991; Carlquist, 2001).

Los leños fósiles estudiados presentan dos tamaños de vasos, unos con diámetros menores a 100 µm y otros que no superan los 200 µm, es decir, son de tamaño pequeño a medio, y con longitudes en los elementos de vasos que no superan los 400 µm, demostrando que los vasos son cortos (Tab. 1). El porcentaje de vasos agrupados va desde 9% a 40%. La densidad es menor de 15 vasos por mm², lo que corresponde a una densidad de pocos a moderadamente numerosos (2–20 vasos por mm²) y las placas de perforación son exclusivamente simples (Tab. 1). Los vasos con

porosidad difusa, pequeños, cortos y con baja densidad están relacionados con la seguridad hídrica debido a que son menos susceptibles a generar embolias (Baas *et al.*, 2004). En las especies actuales del Hemisferio Sur este tipo de vegetales es asociado con regiones de climas tropicales de bajas altitudes (Wheeler y Baas, 1991; Wheeler *et al.*, 2007).

El parénquima axial de los leños miocénicos es apotraqueal escaso y difuso agregado, y paratraqueal de los tipos vasicéntrico, confluyente y bandeado (Tab. 1). En las floras recientes, el parénquima difuso es más común en climas templados que en tropicales e indica condiciones xéricas (Baas *et al.*, 2004). El parénquima vasicéntrico, confluyente y bandeado es usualmente más común en las floras tropicales que en las templadas (Wheeler y Baas, 1991; Wheeler *et al.*, 2007).

La presencia de fibras septadas es más común en climas tropicales que en los templados (Wheeler y Bass, 1991). Este carácter sólo fue hallado en *Solanumxylon paranaensis*, pero la pobre preservación de las fibras de los otros ejemplares no permite considerar a este carácter en las inferencias paleoclimáticas (Tab. 1).

Los valores del Índice de Vulnerabilidad observados se encontraron en un rango entre 4,71 y 26, mientras que la Mesomorfía varió entre 1367 y 7343 (Tab. 1). *Piptadenioxylon paraexcelsa* con el V más bajo indica una eficiencia en conducción combinada con cierto grado de seguridad (León, 2005), mientras los restantes taxones presentan caracteres mesomórficos. A medida que más se aleja el valor de V de la unidad, significa una mayor orientación hacia condiciones que garanticen la eficiencia de la conductividad en sacrificio de la seguridad de los tejidos (León, 2005).

	Anadenantheroxylon villaurquiseense	Piptadenioxylon paraexcelsa	Entrerrioxylon victoriensis	Astroniumxylon portmanii	Astroniumxylon parabalaceae	Solanumxylon paranaensis
Anillos de crecimiento	I	I	I	I	?	I
Porosidad	D	D a SC	D	D	D	D
Disposición	A	A	P	P	P	A
Diámetro tangencial de vasos en µm	87 (41–130)	66 (45–80)	203 (169–312)	181 (130–260)	104 (68–137)	106 (78–206)
Vasos por mm ²	7 (5–8)	14 (10–17)	12 (8–16)	7 (3–10)	8 (6–10)	9 (6–12)
Longitud de vasos en µm	259 (160–400)	290 (118–480)	124 (85–165)	284 (136–423)	377 (107–647)	227 (137–343)
Porcentaje de vasos agrupados	28%	30%	25%	14%	43%	9%
Placa de perforación	S	S	S	S	S	S
Parénquima axial	V, B	V, B, Ad	V, Al, C	Ae	Ae, V, C	Ad
Traqueidas vasicéntricas	A	A	P	A	A	A
Fibras	?	NS	NS	?	?	Se
(V)	13	4,71	17	26	13	12
(M)	3219	1367	2098	7343	4901	2673

La distribución de los parientes actuales más cercanos de las maderas fósiles (Tab. 2) demuestra que las especies más afines están restringidas a las regiones tropicales y subtropicales de América del Sur (Fig. 3). Teniendo en cuenta las distribuciones de los parientes actuales más cercanos y las características mesológicas de los taxones actuales más afines, se puede inferir que en el sudeste de

América del Sur durante el Mioceno existieron bosques mixtos, estratificados con al menos dos estratos y presencia de elementos emergentes integrados por especies deciduas y siempreverdes. Las características anatómicas y las comparaciones con las floras actuales, indican la presencia de bosques húmedos ribereños y bosques secos estacionales (Tabs. 1 y 2).

Familia	Taxones Fósiles	Tipo de fósil	Pariente actual más cercano	Fenología	Hábito	Distribución del pariente actual más cercano
Fabaceae	Anadenantheroxylon villaurquicense	L	Anadenanthera colubrina	D	T (6–25 m)	Área subtropical-tropical de América del Sur
Fabaceae	Piptadenioxylon paraexcelsa	L	Parapiptadenia excelsa	D	T (4–20 m)	Selva Tucumana-boliviana (yungas), Brasil austral, Paraguay, Bolivia
Fabaceae	Enterrioxylon victoriensis	L	<i>Detarieae s.l.</i>	D	T o Ar	Área Subtropical-tropical de América tropical, África y Asia
Anacardiaceae	Astroniumxylon portmanii	L	Astronium urundeuva	D	T (≤30 m)	SDTFs desde zonas húmedas hasta secas
Anacardiaceae	Astroniumxylon parabalaceae	L	Astronium balansae	D	T (≤25 m)	Chaco Oriental húmedo; Misiones, Corrientes y Santa Fe
Solanaceae	Solanumxylon paranaensis	L	Solanum auriculatum	S	T o Ar (3–4 m, <10m)	Selva Misionera y Chaco
Arecaceae	<i>Globulares equinados</i>	F	Trithrinax campestris	S	E (≤6 m)	NO de Uruguay y Centro-Norte de Argentina
Arecaceae	<i>Globulares equinados</i>	F	Copernicia alba	S	E (≤20m)	Gran Chaco Argentino y Chaco Paraguayo

Tabla 2. Fenología, hábito, y distribución de los parientes actuales más cercanos de los leños fósiles y fitolitos de la Formación Paraná. L, leños; F, Fitolitos; D, Deciduos; S, Siempreverde; T, Árboles; Ar, Arbustos; E, Estípites; SDTFs, Bosques Tropicales Estacionalmente Secos.

COMPARACIÓN CON OTRAS FLORAS DEL MIOCENO

Las asociaciones palinológicas e impresiones foliares más afines a las registradas en la Formación Paraná provienen de la región de los Valles Calchaquíes en el NE argentino (Anzótegui, 2006; Mautino, 2010). Estas unidades también están vinculadas al evento transgesivo Entrerriense-Paranense. Según Mautino (2010) las mayores semejanzas de las asociaciones palinológicas fueron establecidas con las formaciones San José (Mioceno Medio) y Palo Pintado (Mioceno Superior). Sin embargo, se diferencian de la Formación Paraná en la escasa representación de las comunidades xerófitas. Además, la abundancia de dinoflagelados en la Formación Paraná estaría indicando una mayor profundidad de la ingresión Entrerriense-Paranense.

La paleoflora de los Valles Calchaquíes (Anzótegui, 2006) se habría desarrollado bajo un clima cálido, estacionalmente seco (en condiciones mixtas de humedad y aridez), diferenciándose dos tipos de vegetación: una comunidad vegetal indicadora de clima cálido-húmedo, distalmente xérico (Formación Palo Pintado) y otra paleocomunidad adaptada a un clima cálido xérico, localmente húmedo (formaciones San José, Chiquimil y El Morterito). Recientemente, el análisis paleoambiental y de las paleocomunidades de la Formación Palo Pintado (c. 10–5 Ma, ver Galli *et al.*, 2011 y referencias allí citadas) permitió reconocer litofacies características de un sistema fluvial sinuoso areno-gravoso con una amplia llanura de inundación en donde se desarrollaron comunidades acuáticas, palustres y bosques higrófilos estrati-

Tabla 1. Datos de los caracteres anatómicos. I, Indistintos o ausentes; D, Difusa; SC, Semi-circular; P, Presente; A, Ausente; S, Simple; Ae, Apotraqueal escaso; Ad, Apotraqueal difuso agregado; V, Vasicéntrico; AL, Aliforme; C, Confluente; B, Bandeado; Se, Septadas, NS; No septadas; (V), Índice de Vulnerabilidad (M), Índice de Mesomorfía.

ficados bajo un clima húmedo tropical a subtropical. Las especies actuales más afines a aquellas cuyo registro fósil se compone de impresiones foliares y frutos habitan en diferentes provincias fitogeográficas argentinas (las Yungas, Paranaense, Chaqueña, del Monte y del Espinal) y en el sur de Brasil en la Mata Atlántica (Anzótegui, 2006; Galli, *et al.*, 2011). Por este motivo, Anzótegui (2006) postuló que el diseño de la actual distribución fitogeográfica habría comenzado paulatinamente al terminar la transgresión marina Entrierriense-Paranaense y durante el Plio-Pleistoceno, con la última orogenia andina y el comienzo de las glaciaciones.

La microflora de la Formación Anta (Mioceno temprano/medio) en la provincia de Salta (Quattrocchio *et al.*, 2003) indica la presencia de una selva subtropical húmeda con la presencia de *Verrustephanoporites simplex* Leidelmeier 1966 (afín a *Phyllostylon* Capan. Ex Benth. y Hook., Ulmaceae) y bosques montanos (Rutaceae, Podocarpaceae, Anacardiaceae). La presencia de *Graminidites* sp. indica la existencia de áreas abiertas de pastizales y reflejaría la primera aparición y expansión de la estepa en el NO argentino asociada a condiciones relativamente áridas. La existencia de un lago salino está avalado por el análisis palinofacial (Quattrocchio *et al.*, 2003).

Los leños fósiles registrados en la Formación Pebas (Mioceno medio) en Perú (Fig. 1) asignados a las familias Anacardiaceae, Bignoniaceae, Clusiaceae, Combretaceae, Humiriaceae, Lecythidaceae, Fabaceae y Meliaceae son característicos de los bosques tropicales lluviosos de baja latitudes de tierras firmes, integrados por especies arbóreas que crecen sobre los terrenos más altos y secos de la cuenca amazónica (Pons y De Franceschi, 2007). Los registros de maderas fósiles de la Formación Solimões (Fig. 1) en Brasil son aún muy escasos (Mussa, 1958), registrándose taxones afines a Myrtaceae, Sapindaceae y Fabaceae-Caesalpioideae. Se conocen 5 taxones de maderas fósiles que aún no fueron hallados en unidades coetáneas, y es por este motivo que se hace difícil su comparación y/o correlación. Actualmente, el registro de maderas fósiles de la Formación Solimões es objeto de estudio y revisión, y forma parte de una Tesis Doctoral (Kloster *et al.*, 2010, 2011).

Sobre las descripciones de Mussa (1958) se obtuvieron los valores de los índices de V y M para los únicos registros que actualmente se conocen para la Formación Solimões, los cuales presentaron un rango de 19,2 y 37,6 para su V; mientras que el rango de M es entre 5929 y 10557; en ambos casos son más elevados que los obtenidos para la Formación Paraná (Tab. 1). Los valores de V y

M, junto con los caracteres anatómicos de los leños fósiles del Estado de Acre (Brasil), podrían estar indicando condiciones más húmedas que las registradas en la Formación Paraná.

Los estudios polínicos de la Formación Solimões realizados por Hoorn (1993) sobre el río Japurá avalan la existencia de incursiones marinas durante el Mioceno medio. Por otro lado, la microflora recuperada del Mioceno medio-tardío de la Formación Pebas/ Solimões en el NO de Amazonia constituyen posiblemente los relictos más antiguos del sistema fluvial del Amazonas. Los depósitos corresponden a un sistema fluvio-lacustre donde la vegetación dominante estaba integrada por palmeras (*Mauritia* L. y *Grimsdalea* Germeraad, Hopping y Muller), bombacáceas (*Amanoa* Aubl. y *Alchornea* Sw.), helechos, gramíneas y taxa acuáticos (*Ceratopteris* Brongn., *Botryococcus* Kuetzing y *Azolla* Lamarck). Además, se registraron periodos de incursiones marinas con una alta concentración de polen de manglares (Hoorn, 1994a, b). Por su parte, Leite (2006) mencionó, sobre la base de los estudios paleopalínológicos realizados en el sector sur del arco de Iquitos en la Formación Solimões, la presencia de depósitos de un sistema fluvio-lacustre para el Mioceno medio-tardío, con indicios episódicos de influencia marina, demarcados por la presencia de *Echitricolporites maristellae* Muller, Giacomo y Van Erve, 1987, y *Deltoidospora adriennis* Frederiksen, 1983, dos taxa que demarcan ambientes costeros marinos. En contraposición, Latrubesse *et al.* (2007, 2010), sobre la base del contenido paleontológico (vertebrados y palinología) y análisis de facies sedimentarias del sector superior de la Formación Solimões (Cuenca del Amazonas), sostuvieron que no existió un mar intracontinental durante el Mioceno Tardío.

El clima estimado a partir de estudios de la morfología foliar de la flora de Jakokkota (Gregory-Wodzicki *et al.*, 1998) en los Andes Centrales bolivianos (c. 16°S-68°O) datada en 10,66 ± 0,06 Ma dieron valores de Temperatura Media Anual (MAT) de 21,5 ± 2,0 °C y una Precipitación Media Anual (MAP) de 550 ± 180 mm. La paleoelevación estimada resultó ser mucho más baja que en la actualidad (3940 m.s.m), dando valores de 590-1610 ± 1000 m. La flora fósil de Jakokkota sugiere la existencia de bosques secos subtropicales durante el Mioceno Tardío (Gregory-Wodzicki *et al.*, 1998; Gregory-Wodzicki, 2002). Por otro lado, la flora de Pislepampa (c. 17°S-66°O) con una edad de c. 7-6 Ma, ubicada en la cordillera Oriental de Bolivia (Graham *et al.*, 2001), está caracterizada por una gran variedad de esporas de helechos (70,6%) y polen indicativo de bosques montanos húmedos. La flora de Pislepampa

dio valores de MAT de ~ 20 °C, MAP de 1000–2000 mm anuales y una plaeoelevación estimada entre los 1200 y 1400 m.

La Formación Puerto Madryn es un depósito marino-continental, que también está vinculada con el evento transgresivo miocénico y su asociación palinológica continental demuestra la existencia de una vegetación herbácea-arbustiva halófito y xerófito, dominada por Chenopodiaceae, Ephedraceae, Convolvulaceae, Asteraceae y Poaceae; mientras que en menores proporciones están presentes las Poaceae, Malvaceae y Anacardiaceae (*sensu* Palazzesi y Barreda, 2004). Esta vegetación se habría desarrollado en un ambiente marino, somero, con elevado aporte continental. La vegetación litoral propia de ambientes de marismas con cuerpos de agua marginales dulces a salobres estarían integradas por comunidades hidrófito-dulceacuícolas y halófitas. Los bosques no formaban parte del paisaje cercano pero sí habrían conformado el paisaje arbustos xerófitos cercanos a la costa. Estos tipos polínicos xerofíticos indican que la disponibilidad hídrica no era elevada (Palazzesi y Barreda, 2004). El clima durante la depositación de esta unidad habría sido cálido y probablemente estacionalmente seco de acuerdo con la distribución de los taxa actuales más cercanos de los grupos de angiospermas registrados (Dozo *et al.*, 2010). La Formación Paraná se diferencia claramente de la Formación Puerto Madryn en que las asociaciones palinológicas están integradas por elementos típicos de climas templado-cálidos, donde el polen arbóreo y de helechos es relativamente abundante (Palazzesi y Barreda, 2004).

CONCLUSIONES

Los conocimientos palinológicos de la Formación Paraná permitieron reconocer tres tipos de paleocomunidades arbóreas: los bosques húmedos (Polypodiaceae, Cyatheaceae, Aquifoliaceae, Euphorbiaceae, Myrtaceae, Sapindaceae), los bosques secos (Anacardiaceae y Fabaceae) y los bosques de *Araucaria* y *Podocarpus* que ocuparían áreas más distantes. La vegetación herbácea representada por Azollaceae, Haloragaceae, Poaceae, Asteraceae, Polygonaceae, Onagraceae, y Amaranthaceae reflejan la presencia de vegetación vinculada a cuerpos de agua dulce (Gamerro, 1981; Anzótegui y Garralla, 1982, 1986; Anzótegui, 1990).

Los palmares, registrados mediante análisis fitolíticos en la localidad de Puerto Alvear (Entre Ríos), se conformaban por taxones afines a la Tribu Coripheae, caracterizada por estar presente en la actualidad en el Dominio Chaqueño (Zucol y Brea, 2000).

La presencia de impresiones foliares afines a *Ocotea* Aublet., *Paramyrciaria* Kausel y *Schinus* L.; fitolitos de palmeras afines a *Trithrinax* Mart. y *Copernicia* Mart. ex. Engl. (Tab. 2) y leños fósiles con afinidad a los géneros *Anadenanthera*, *Parapiptadenia*, *Astronium* y *Solanum* (Tab. 2) a partir del Mioceno Tardío de la Mesopotamia argentina, amplían el área de distribución florística y estarían indicando un clima más cálido y húmedo que el actual para esta región.

Muchos de los géneros mencionados anteriormente, son característicos del Dominio de los Bosques Tropicales Estacionalmente Secos (SDFTs) (Pennington *et al.*, 2000; Prado, 2000). Los estudios sobre biogeografía cladística y vicarianza demostraron que la diversificación de los SDFTs ocurrió durante el Mioceno Tardío–Plioceno y que estuvieron distribuidos más al este y sur de su posición actual (Pennington *et al.*, 2004).

Los SDFTs son bosques semi-caducifolios y de hoja caduca que crecen en las partes más alta de los trópicos, donde hay una estación seca prolongada, con una precipitación media anual por debajo de los 1600 mm y 5–6 meses al año que reciben menos de 100 mm de precipitación. Esta amplia definición abarca desde los bosques húmedos de Bolivia (Bosque Chiquitano) hasta los matorrales de las zonas más áridas (Caatinga brasilera) (Gentry, 1995).

El registro de leños fósiles y palinomorfos afines a *Anadenanthera colubrina* (Anzótegui y Garralla, 1986; Caccavari y Anzótegui, 1987; Caccavari, 1996; Brea *et al.*, 2001, Franco, obs. pers.) y *Astronium urundeuva* (Brea *et al.*, 2001, Franco, 2009) en las formaciones Paraná (Mioceno Tardío) e Ituzaingó (Plio-Pleistoceno), indican la existencia de bosques semi-decuidos secos, debido a que estos dos taxones son considerados como indicadores confiables de este tipo de vegetación (Gosling *et al.*, 2003; Mayle, 2004; Mayle *et al.*, 2004).

Los estudios sobre la estructura genética de *A. urundeuva* realizados por Caetano *et al.* (2008) provee nuevos argumentos en apoyo a la hipótesis de la existencia de una formación continua de los SDFTs en el este de América del Sur y la existencia del arco Pleistocénico propuesto por Prado y Gibbs (1993).

Los registros palinológicos, de impresiones foliares y de los leños fósiles hallados en la Formación Paraná apoyan la postura propuesta por Pennington *et al.* (2004) sobre la existencia de bosques tropicales estacionalmente secos para el Mioceno Superior en el sector más austral de la Cuenca del Paraná. El registro fósil proporciona argumentos que favorecen la postura que los SDFTs tuvieron una distribución más amplia hacia el sur y este

durante el Mio-Plioceno que la distribución actual (Prado y Gibbs, 1993; Pennington *et al.*, 2000).

Los invertebrados y vertebrados registrados en la Formación Paraná apoyan la existencia de un clima más cálido que el presente para las mismas latitudes (Cione *et al.*, 2000, 2005, 2009; Pérez *et al.*, 2013).

La flora miocénica del SO de la Mesopotamia argentina demuestran la existencia de una heterogeneidad de ambientes que permitió la existencia de diferentes tipos de comunidades vegetales. El clima en el cual se habrían desarrollado estas paleocomunidades sería cálido con condiciones particulares que van de húmedo a semi-árido.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento a J. Noriega y D. Brandoni por su invitación a participar de este Volumen Especial. A E. Estrada-Ruiz y A. Lutz que como revisores contribuyeron a mejorar el manuscrito original. Los fondos para este trabajo fueron provistos por el proyecto PICT 2008 N°0176 de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica.

BIBLIOGRAFÍA

- Aceñolaza, F.G. 1976. Consideraciones bioestratigráficas sobre el Terciario marino de Paraná y alrededores. *Acta Geológica Lilloana* 3: 91–107.
- Aceñolaza, F.G. 2000. La Formación Paraná (Mioceno Medio): Estratigrafía, distribución regional y unidades equivalentes. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno en la Argentina. Serie de Correlación Geológica* 14: 9–27.
- Aceñolaza, F.G. 2007. Geología y Recursos Geológicos de la Mesopotamia Argentina. *Serie de Correlación Geológica* 22: 1–149.
- Aceñolaza, P.G. y Aceñolaza, G.F. 1996. Improntas foliares de una Lauraceae en la Formación Paraná (Mioceno superior), en Villa Urquiza, Entre Ríos. *Ameghiniana* 33: 155–159.
- Albert, J.S., Lovejoy, N.R. y Crampton, W.G.R. 2006. Miocene tectonism and the separation of cis- and trans-Andean river basins: Evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 14–27.
- Anzótegui, L.M. 1990. Estudio Palinológico de la Formación Paraná (Mioceno Superior) "Pozo Josefina", Provincia de Santa Fe, Argentina. II Parte: Paleocomunidades. *Facena* 9: 75–86.
- Anzótegui, L.M. 2006. [Paleofloras del Mioceno en los Valles Calchaquies, Noroeste de Argentina]. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, 266 p.].
- Anzótegui, L.M. y Aceñolaza, P.G. 2008. Macrofloristic assemblage of the Paraná Formation Middle - Upper Miocene) in Entre Ríos (Argentina). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 248: 159–170.
- Anzótegui, L.M. y Garralla, S.S. 1982. Estudio palinológico de la Formación Paraná (Mioceno superior). I. Parte-Pozo "Josefina", provincia de Santa Fe, Argentina. *3º Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía* (Corrientes, 1982), *Resúmenes*: 32.
- Anzótegui, L.M. y Garralla, S.S. 1986. Estudio Palinológico de la Formación Paraná (Mioceno Superior) (Pozo "Josefina", Provincia de Santa Fe, Argentina). I Parte – Descripción Sistemática. *Facena* 6: 101–177.
- Bailey, I.W. y Tupper, W.W. 1918. Size variation in tracheary cells. I. A comparison between the secondary xylems of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences* 54: 149–204.
- Barreda, V., Anzótegui, M.L., Prieto, A.R., Aceñolaza, P.G., Bianchi, M.M., Borromei, A.M., Brea, M., Caccavari, M., Garralla, S., Grill, S., Guerstein, G.M., Lutz, A.I., Mancini, M.V., Mautino, L.R., Ottone, G.E., Quattrocchio, M., Romero, E.J., Zamalao, M.C. y Zucol, A. 2007. Diversificación y cambios de las angiospermas durante el Neógeno de Argentina. En: S. Archangelsky, T. Sánchez y E.P. Tonni (Eds.), *Ameghiniana, 50 aniversario. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 11: 173–191.
- Baas, P. 1986. Ecological patterns of xylem anatomy. En: T.J. Givnish (Ed.), *On the economy of plant form and function*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 327–353.
- Baas, P., Ewers, F.W., Davis, S.D. y Wheeler, E.A. 2004. Evolution of xylem physiology. En: A.R. Hemsley y I. Poole (Eds.), *The evolution of plant physiology, Linnean Society Symposium Series* 21: 273–295.
- Bravard, A. 1858. *Monografía de los terrenos marinos terciarios de las cercanías del Paraná*. Imprenta del Registro Oficial, Paraná. 107 p. (Reimpresión Imprenta del Congreso de la Nación, 1995).
- Brea, M. y Zucol, A.F. 2000. Lignofloras del Cenozoico superior del Noreste argentino. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 245–254.
- Brea, M. y Zucol, A. 2011. The Paraná-Paraguay Basin: Geology and Paleoenvironments. En: J. Albert y R. Reis (Eds.), *Historical Biogeography of Neotropical Fresh Water Fishes*: p. 69–87.
- Brea, M., Aceñolaza, P.G. y Zucol, A.F. 2001. Estudio paleoecológico en la Formación Paraná, Entre Ríos, Argentina. *11º Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 8: 7–17.
- Brea, M., Franco, M.J. y Lutz, A.I. 2012. Redescription and reassignment of *Entreerrioxylon victoriensis* from the Upper Miocene, Paraná Formation, South America. *Review of Palaeobotany and Palynology* 185: 13–25.
- Caccavari, M.A. 1996. Analysis of the South American fossil pollen record of Mimosoideae (Leguminosae). *Review of Palaeobotany and Palynology* 94: 123–135.
- Caccavari, M.A. y Anzótegui, L.M. 1987. Polen de Mimosoideae (Leguminosae) de la Formación Ituzaingó, Plioceno superior de Corrientes, Argentina. *4º Congreso Latinoamericano de Paleontología* (Santa Cruz de la Sierra, 1987), *Actas*: 443–458.
- Caetano, S., Prado, D., Pennington, R.T., Beck, S., Oliveira-Filhos, A., Spichiger, R. y Naciri, Y. 2008. The history of Seasonally Dry Tropical Forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Molecular Ecology* 17: 3147–3159.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany* 64: 887–896.
- Carlquist, S. 2001. *Comparative Wood Anatomy. Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood*. Springer Series in Wood Science, Springer, Berlin, 448 p.
- Carlquist, S. y Hoekman, D.A. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. *LAWA Bulletin new series* 6: 319–347.
- Cione, A.L., Dahdul, W.M., Lundberg, J.G. y Machado-Allison, A. 2009. *Megapiranha paranensis*, a new genus and species of Serrasalimidae (Characiformes, Teleostei) from the Upper Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 350–358.
- Cione, A.L., Casciotta, J.R., Azpelicueta, M.M., Barla, M.J. y Cozzuol, M.A. 2005. Peces marinos y continentales del Mioceno del área

- mesopotámica argentina. Edad y relaciones biogeográficas. En: E.G. Aceñolaza (Ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino II. Miscelánea* 14: 49–64.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D. y Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 191–237.
- Cozzuol, M.A. 2006. The Acre vertebrate fauna: Age, diversity, and geography. *Journal of South American Earth Science* 21: 185–203.
- Dozo, M.T., Bouza, P., Monti, A., Palazzesi, L., Barreda, V., Massaferrero, G., Scasso, R.A. y Tambussi, C.P. 2010. Late Miocene continental biota in Northeastern Patagonia (Península Valdés, Chubut, Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 297: 100–109.
- Franco, M.J. 2009. Leños fósiles de Anacardiaceae en la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno), Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 46: 587–604.
- Franco, M.J. y Brea, M. 2008. Leños fósiles de la Formación Paraná (Mioceno medio), Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina: Registro de bosques secos mixtos. *Ameghiniana* 45: 699–718.
- Frederiksen, N.O. 1983. Middle Eocene palynomorphs from San Diego, California. Pat II. Angiosperm pollen and Miscellaneous. *AASP Contribution Service* 12: 32–154.
- Frost, F.H. 1930a. Specialization in secondary xylem of Dicotyledons. I. Origin of vessel. *Botanical Gazette* 89: 67–94.
- Frost, F.H. 1930b. Specialization in secondary xylem of Dicotyledons. II. Evolution of end wall of vessel segment. *Botanical Gazette* 90: 198–212.
- Frost, F.H. 1931. Specialization in secondary xylem of Dicotyledons. III. Specialization of lateral wall of vessel segment. *Botanical Gazette* 91: 88–96.
- Frenguelli, J. 1920. Contribución al conocimiento de la Geología de Entre Ríos. *Boletín Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 24: 55–256.
- Galli, C.I., Anzótegui, L.M., Horn, M.Y. y Morton, L.S. 2011. Paleambiente y paleocomunidades de la Formación Palo Pintado (Mioceno-Plioceno), Provincia de Salta, Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 28: 161–174.
- Gammero, J.C. 1981. *Azolla* y *Salvinia* (Pteridophyta Salviniales) en la Formación Paraná (Mioceno Superior), Santa Fe, Argentina. *4º Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología* (Córdoba, 1980), *Resúmenes* 3: 12–13.
- Garralla, S. 1989. Palinomorfos (Fungi) de la Formación Paraná (Mioceno Superior) del Pozo Josefina, Provincia de Santa Fe, Argentina. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 20: 29–39.
- Gentry, A.H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forest. En: Bullock, S.H., Mooney H.A. y E. Medina (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests*, Cambridge University Press, Cambridge, p. 146–194.
- Gosling, W.D., Mayle, F.E., Killeen, T.J., Siles, M., Sanchez, L. y Boreham, S. 2003. A simple and effective methodology for sampling modern pollen rain in tropical environments. *The Holocene* 13: 613–618.
- Graham, A., Gregory-Wodzicki, K.M. y Wright, K.L. 2001. Studies in Neotropical Paleobotany. XV. A Mio-Pliocene palynoflora from the eastern Cordillera, Bolivia: implications for the uplift history of the Central Andes. *American Journal of Botany* 88: 1545–1557.
- Gregory-Wodzicki, K.M. 2002. A late Miocene subtropical-dry flora from the northern Altiplano, Bolivia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 180: 331–348.
- Gregory-Wodzicki, K.M., McIntosh, W.C. y Velasquez, K. 1998. Climatic and tectonic implications of the late Miocene Jakokkota flora, Bolivian Altiplano. *Journal of South American Earth Sciences* 11: 533–560.
- Henderson, A., Galeano, G. y Bernal, R. 1995. *Palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton, 352 p.
- Hernández, R.M., Jordan, T.E., Dalenz Farjat, A., Echavarría, L., Idleman, D.B. y Reynolds, J.H. 2005. Age, distribution, tectonics, and eustatic controls of the Paraneense and Caribbean marine transgressions in southern Bolivia and Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 19: 495–512.
- Hoorn, C. 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 105: 267–309.
- Hoorn, C. 1994a. Fluvial palaeoenvironments in the intracratonic Amazonas Basin (Early Miocene-early Middle Miocene, Colombia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109: 1–54.
- Hoorn, C. 1994b. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon River system (Middle-Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 112: 187–238.
- Hoorn, C. 1996. Miocene deposits in the Amazonian Foreland Basin. *Science* 273: 122–123.
- Hoorn, C. 2006a. El nacimiento del Amazonas. *Investigación y Ciencia*: 22–29.
- Hoorn, C. 2006b. Mangrove forests and marine incursions in Neogene Amazonia (Lower Apaporis River, Colombia). *Palaios* 21: 197–209.
- Hoorn, C. y Vonnhof, H.B. (Eds.), 2006. New contributions on Neogene geography and depositional environments in Amazonia. *Journal of South American Earth Sciences, Special Issue* 21: 1–172.
- Hovikoski, J., Räsänen, M., Gingras, M., Lopéz, S., Romero, L., Ranzani, A. y Meloe, J. 2006. Palaeogeographical implications of the Miocene Quendeque Formation (Bolivia) and tidally-influenced strata in southwestern Amazonia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 243: 23–41.
- Hubert, N. y Renno, J.F. 2006. Historical biogeography of South American freshwater fishes. *Journal of Biogeography* 33: 1414–1436.
- Hulka, C., Gräfe, K.U., Sames, B., Ubas, C. y Heubeck, C. 2006. Depositional setting of the middle to late Miocene Yecua Formation of the Chaco Foreland Basin, southern Bolivia, En: C. Hoorn y H. Vonnhof (Eds.), *New contributions on Neogene geography and depositional environments in Amazonia. Journal of South American Earth Sciences* 21: 135–150.
- Iriondo, M.H. 1973. Análisis ambiental de la Formación Paraná en su área tipo. *Boletín de la Asociación Geológica de Córdoba* 2: 19–24.
- Kloster, A., Gnaedinger, S. y Adamis-Rodrigues, K. 2010. Xilotafloflora da Formação Solimões, Neógeno, Alto Juruá, Acre, Amazônia Ocidental, Brasil. *10º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 7º Congreso Latinoamericano de Paleontología* (La Plata, 2010), *Resúmenes*: 175.
- Kloster, A., Gnaedinger, S. y Adamis-Rodrigues, K. 2011. Xilotafloflora de la Formación Solimões, Neógeno, Alto Juruá, Acre, Amazonia Occidental, Brasil. *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas, Universidad Nacional de Nordeste*: CB051. <http://www.unne.edu.ar/investigacion/com2011/biologicas.php>
- Latrubesse, E.M., Da Silva, S.A.F., Cozzuol, M. y Absy, M.L. 2007. Late Miocene continental sedimentation in southwestern Amazonia and its regional significance: Biotic and geological evidence. *Journal of South American Earth Science* 23: 61–80.
- Latrubesse, E.M., Cozzuol, M., da Silva-Caminha S.A.F., Rigsby, C.A., Absy, M.A. y Jaramillo, C. 2010. The Late Miocene paleogeogra-

- phy of the Amazon Basin and the evolution of the Amazon River system. *Earth-Science Reviews* 99: 99–124.
- Leidelmeyer, P. 1966. The Paleocene and Lower Eocene pollen flora of British Guyana. *Leridse Geologische Mededelingen* 38: 49–78.
- Leite, F.P.R. 2006. *Geologia da Formação Solimões, Neógeno da bacia do Solimões, Estado do Amazonas, Brasil: Implicações paleoecológicas e bioestratigráficas*. Tesis maestrado. Universidade de Brasília, Instituto de Ciências Humanas, Departamento de Geografia. 104 p.].
- León, W.J. 2005. Anatomía ecológica del xilema secundario de un bosque seco tropical de Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 28: 257–273.
- Lindorf, H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA Journal* 15: 361–376.
- Lovejoy, N.R., Albert, J.S. y Crampton, W.G.R. 2006. Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: Evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 5–13.
- Lundgren, B. 1899. *Skildring öfver fossilförande lösa block. Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar* 13: 111–121.
- Lutz, A.I. 1981. *Enterrioxylon victoriensis* nov. gen. et sp. (Leguminosae) del Mioceno Superior (Fm. Paraná) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Facena* 4: 21–29.
- Marengo, H.G. 2006. [Micropaleontología y estratigrafía del Mioceno marino de la Argentina: Las transgresiones de Laguna Paiva y del "Enterriense-Paranense". Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Buenos Aires, Buenos Aires, 124 p.].
- Mautino, L.R. 2010. [Palinofloras de las formaciones San José y Chiquimil (Mioceno Medio y Superior), Noroeste de Argentina. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, 444 p.].
- Mayle, F.E. 2004. Assessment of the Neotropical dry forest refugia hypothesis in the light of palaeoecological data and vegetation model simulations. *Journal of Quaternary Science* 19: 713–720.
- Mayle, F.E., Beerling, D.J., Gosling, W.D. y Bush, M.B. 2004. Responses of Amazonian ecosystems to climatic and atmospheric CO₂ changes since the Last Glacial Maximum. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 359: 499–514.
- Moglia, G. y Giménez, A.M. 1998. Rasgos anatómicos característicos del hidrosistema de las principales especies arbóreas de la región Chaqueña argentina. *Investigaciones Agrarias: Sistemas de Recursos Forestales* 7: 53–71.
- Muller, J., Di Giacomo E. de y Van Erve, A.W. 1987. A Palynological zonation for the Cretaceous, Tertiary, and Quaternary of Northern South America. *American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Contribution Series* 19: 1–77.
- Mussa, D. 1958. Dicotiledóneo fóssil da formação Barreiras, Estado de Sergipe. *Departamento Nacional da Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia, Boletim* 181: 1–23.
- Palazzesi, L. y Barreda, V. 2004. Primer registro palinológico de la Formación Puerto Madryn, Mioceno de la provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 41: 355–362.
- Pennington, R.T., Prado, D.E. y Pendry, C.A. 2000. Neotropical seasonally dry forest and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261–273.
- Pennington, R.T., Lavin, M., Prado, D.E., Pendry C.A., Pell, S.K. y Butterworth, C.A. 2004. Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 359: 515–538.
- Pérez, L.M. 2013. Nuevo aporte al conocimiento de la edad de la Formación Paraná, Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14: XXX–XXX.
- Pérez, L.M. y Griffin, M. 2010. Los invertebrados de la Formación Paraná: historia, biodiversidad y paleobiogeografía de la fauna bentónica del Neógeno de Entre Ríos, Argentina. *10^{mo} Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 7^{mo} Congreso Latinoamericano de Paleontología* (La Plata, 2010), *Resúmenes*: 105.
- Pérez, L.M., Griffin, M. y Manceñido, M.O. 2013. Los macroinvertebrados de la Formación Paraná: historia y diversidad de la fauna bentónica del Mioceno marino de Entre Ríos, Argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 14: XXX–XXX.
- Pons, D. y De Franceschi, D. 2007. Neogene Woods from western Peruvian Amazon and palaeoenvironmental interpretation. *Bulletin of Geosciences* 82: 343–354.
- Poole, I. y van Bergen, P.F. 2006. Physiognomic and chemical characters in wood as paleoclimate proxies. *Plant Ecology* 182: 175–195.
- Prado, D.E. 2000. Seasonally dry forest of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany* 57: 437–461.
- Prado, D.E. y Gibbs, P.E. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902–927.
- Quattrochio, M., Durnago de Cabrera, J. y Galli, C. 2003. Formación Anta (Mioceno Temprano/Medio), Subgrupo Metán (Grupo Orán), en el río Piedras, Pcia. De Salta. Datos palinológicos. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 58: 117–127.
- Rebata, L.A., Räsänen, M., Gingras, M.K., Vieira, V. Jr, Barberi, M. e Irion, G. 2006. Sedimentology and ichnology of tide-influenced Late Miocene successions in western Amazonia: The gradational transition between the Pebas and Nauta formations. *Journal of South American Earth Science* 21: 96–119.
- Räsänen, M., Lima, A.M., Santos, J.C.R. y Negri, F.R. 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science* 269: 386–389.
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. <<http://www.tropicos.org>>.
- Uba, C.E., Hasler, C.A., Buatois L.A., Schmitt, A.K. y Plessen, B. 2009. Isotopic, paleontologic, and ichnologic evidence for late Miocene pulses of marine incursions in the central Andes. *Geology* 37: 827–830.
- Wheeler, E.A. y Baas, P. 1991. A survey of the fossil record for dicotyledonous wood and its significance for evolutionary and ecological wood anatomy. *IAWA Bulletin new series* 12: 275–332.
- Wheeler, E.A. y Baas, P. 1993. The potentials and limitations of dicotyledonous wood anatomy for climatic reconstructions. *Paleobiology* 19: 487–498.
- Wheeler, E.A., Baas, P. y Rodgers, S. 2007. Variations in dicot Wood anatomy: A global analysis based on the InsideWood database. *IAWA Journal* 28: 229–258.
- Woodcock, D.W. 1994. Occurrence of woods with a gradation in vessel diameter across the ring. *IAWA Journal* 15: 377–385.
- Zucol, A.F. y Brea M. 2000. Análisis fitolítico de la Formación Paraná en la Provincia de Entre Ríos. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 67–76.
- Zucol, A.F., Brea, M., Lutz, A. y Anzótegui, L. 2004. Aportes al conocimiento de la paleodiversidad del Cenozoico superior del Litoral argentino: Estudios Paleoflorísticos. En: F.G. Aceñolaza (Ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino. Miscelánea* 12: 91–102.